

CORRÉLATIONS ENTRE ÉLÉMENTS DE LA FEUILLE DE *CISSUS RHOMBIFOLIA* VAHL

par B. JEUNE

RÉSUMÉ : Étude quantitative de corrélations entre territoires composant le limbe. Mise en évidence :

1° de l'absence d'une influence de la phyllotomisation sur une éventuelle action acropète des territoires latéraux sur le territoire médian,

2° de l'existence d'une inhibition distale basipète entraînant le même comportement des nervures basales d'ordre 1 et des nervures latérales (d'ordre 2) du territoire médian.

RESUMEN : Estudio cantitativo de las correlaciones entre los territorios que componen el limbo. Puesta en evidencia de :

1° la ausencia de una influencia de la filotomización en una eventual acción acrópeta de los territorios laterales sobre el territorio mediano,

2° la existencia de una inhibición distal basipeta la que lleva con si el mismo comportamiento de las nervaduras basales de orden 1 y de las nervaduras laterales del territorio mediano.

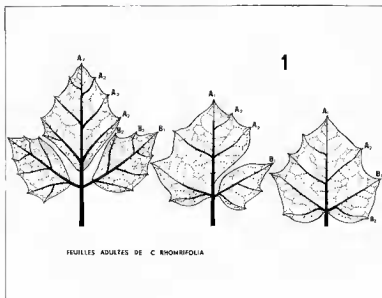
*
* *

Depuis plusieurs années, l'étude des feuilles de type dicotylédone s'est considérablement développée; divers travaux ont montré l'existence de territoires au sein du limbe et abordé le problème de leurs relations. En ce qui concerne le premier point, « il n'est plus possible, actuellement, de conserver l'antique et superficielle distinction en feuilles simples, lobées et composées¹, mais on doit reconnaître l'existence de plusieurs cycles évolutifs successifs et attribuer à la quasi-totalité des feuilles « simples » une structure métamérique » (DIARRA & CUSSET, 1972).

Diverses méthodes sont utilisées par les auteurs; citons par exemple : la microchirurgie (NEVILLE, 1964), l'étude de l'ontogénèse foliaire (FUCHS, 1966, 1968, 1972), l'étude des chimères chlorophylliennes (DULIEU, 1966, 1968), la morphologie « classique » (CUSSET, 1964, 1970), l'analyse morphologique quantitative (DIARRA & CUSSET, 1972; SIMONDET, 1973), l'étude mathématique de la croissance foliaire (JÉRÉMIE, 1973).

Nous essaierons, dans cet article, d'analyser par une méthode quantitative certains points concernant les rapports entre différents territoires du limbe.

1. Nous conserverons ces dénominations, par commodité de langage, en sachant qu'elles ne recouvrent aucune réalité morphologique.



MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur un pied de *Cissus rhombifolia* Vahl, placé en plein air pendant l'été, nous avons prélevé un total de 58 feuilles adultes de formes variées (fig. 1).

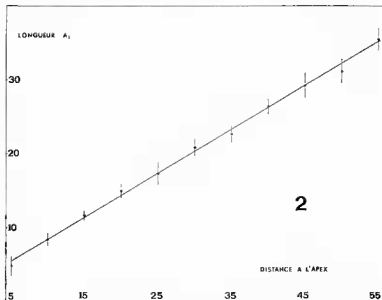
Certaines d'entre elles sont simples (20 exemplaires), d'autres sont composées et présentent, soit une foliole basale unique (18 exemplaires), soit 2 folioles basales dissymétriques et 1 foliole terminale symétrique par rapport à la nervure médiane (20 exemplaires); ce dernier type de feuilles est, de loin, le plus fréquent dans cette espèce, les deux premiers correspondant à des feuilles de type juvénile et aux préfeuilles.

Du point de vue morphologique, ces feuilles sont constituées de 3 territoires qui peuvent s'individualiser (voir fig. 1). Chacun d'eux possède une nervure médiane d'ordre 1 (A_1 , B_1) sur laquelle s'insèrent des nervures latérales d'ordre 2 (B_2 , A_2). Lorsque ces territoires sont coalescents (feuilles simples), seules les nervures B_2 proximales sont apparentes.

Nous nous intéressons aux corrélations intervenant entre les nervures d'ordre 1 et les nervures d'ordre 2 du territoire médian. Les mesures sont toujours effectuées sur des feuilles adultes pour permettre des comparaisons directes; la dimension des nervures a été prise en suivant fidèlement leurs courbures (DIARRA & CUSSET, 1972). L'emploi d'une machine à calculer « CompuCorp statisticien » a facilité le traitement des données et garantit l'exactitude des résultats numériques.

RÉSULTATS

Comparons la longueur des nervures latérales A_2 et la distance qui sépare l'apex foliaire de leur insertion sur la nervure médiane A_1 , pour toutes les feuilles récoltées. Nous avons 205 couples de mesures distribuées en 11 classes (tabl. I). Sur le diagramme (fig. 2), l'abscisse des points est la valeur médiane de chacune des classes, l'ordonnée est la moyenne des longueurs des nervures A_2 pour chaque classe; cette moyenne est au milieu d'un intervalle de sécurité calculé par la méthode de l'erreur standard pour le risque 1 %.



Les points sont sensiblement alignés et la droite de régression de \bar{y} en x , d'équation

$$\bar{y} = 0,59x + 2,5$$

passé dans l'intervalle de sécurité de chaque point. Ce résultat concorde bien avec la valeur hautement significative du coefficient de corrélation linéaire calculé pour les 205 couples de valeurs ($r = 0,77$).

Cette droite permet de prévoir la longueur atteinte par une nervure latérale en connaissant seulement la position du point d'insertion sur la nervure médiane; autrement dit, quel que soit le contour du limbe, la longueur des nervures latérales est déterminée.

Si maintenant nous comparons le comportement des nervures B_1 à celui des nervures A_1 , en reportant sur un même graphique :

- en ordonnées, la longueur d'une nervure (A_2 ou B_1),
- en abscisses, la distance séparant l'insertion de cette nervure sur

TABLEAU I

| DISTANCE ENTRE INSERTION A ₂ ET APEX FOLIAIRE | MOYENNE DE LA LONGUEUR DES A ₂ | FRÉQUENCES DANS CHAQUE CLASSE | ÉCART-TYPE | ERREUR STANDARD | DEMI-INTERVALLE CENTRÉ SUR A ₂ |
|--|---|-------------------------------|------------|-----------------|---|
| 5 | 4,86 | 7 | 0,90 | 0,37 | 1,29 |
| 10 | 8,39 | 31 | 1,58 | 0,29 | 0,80 |
| 15 | 11,61 | 41 | 1,32 | 0,21 | 0,57 |
| 20 | 14,88 | 34 | 1,89 | 0,33 | 0,90 |
| 25 | 17,23 | 26 | 2,61 | 0,52 | 1,45 |
| 30 | 20,73 | 11 | 1,19 | 0,38 | 1,17 |
| 35 | 22,61 | 18 | 1,54 | 0,37 | 1,08 |
| 40 | 26,36 | 13 | 1,19 | 0,34 | 1,04 |
| 45 | 29,25 | 8 | 1,28 | 0,48 | 1,62 |
| 50 | 31,17 | 12 | 1,70 | 0,51 | 1,56 |
| 55 | 35,50 | 4 | 0,58 | 0,33 | 1,53 |

Coefficients de risque $k_1 = k_2 = 0,005$.

TABLEAU II

| | NOMBRE DE COUPLES DE MESURES | COEFFICIENT DE CORRÉLATION | ÉQUATION DES DROITES DE RÉGRESSION (1) (méthode des moindres carrés) |
|--------------------------------------|------------------------------|----------------------------|--|
| Feuilles trifoliolées : | | | |
| — nervures A ₂ ... | 113 | 0,98 | $y = 0,61x + 1,7$ |
| — nervures B ₁ ... | 40 | 0,91 | $y = 0,53x + 13$ |
| Feuilles à 1 foliole latéro-basale : | | | |
| — nervures A ₂ ... | 50 | 0,95 | $y = 0,80x - 0,29$ |
| — nervures B ₁ ... | 36 | 0,94 | $y = 0,80x - 0,76$ |
| Feuilles simples : | | | |
| — nervures A ₂ ... | 42 | 0,97 | $y = 0,82x + 0,36$ |
| — nervures B ₂ ... | 40 | 0,93 | $y = 0,73x + 0,23$ |

(1) y = longueur des nervures latérales,
 x = distance séparant le sommet de la feuille de l'insertion des nervures latérales sur la nervure médiane.

la nervure médiane A₁, du sommet de la feuille nous constatons (fig. 3, 4 et 5 et tabl. II) qu'il faut distinguer 3 cas :

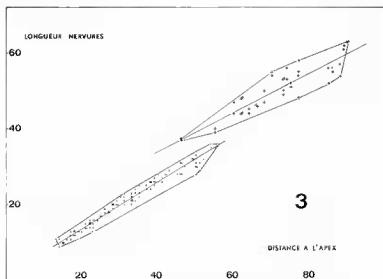
1^o CAS DES FEUILLES TRIFOLIOLÉES (fig. 3).

Nous observons 2 nuages de points distincts :

— l'un (en haut à droite) représente la longueur des nervures B₁

en fonction de celle des nervures A_1 ; le coefficient de corrélation linéaire est $r = 0,91$, la droite de régression a pour équation $y = 0,53x + 13$ (tabl. II, 2^e ligne),

— l'autre représente la longueur des nervures A_2 en fonction de la distance entre leur insertion sur A_1 et le sommet de la feuille; le coefficient de corrélation est $r = 0,98$, la droite de régression $y = 0,60x + 1,7$ (tabl. II, 1^{re} ligne).



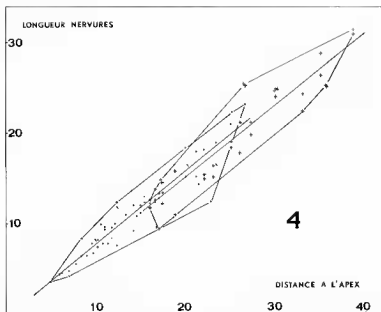
En considérant que les régressions sont linéaires (r très hautement significatifs), à distance égale du sommet, une nervure B_1 est en moyenne sensiblement plus longue qu'une nervure A_2 . La différence d'ordre morphologique entre ces nervures (les nervures B_1 sont d'ordre 1, les nervures A_2 d'ordre 2) se traduit bien, dans ce cas, par une différence dans leur longueur finale.

2^o CAS DES FEUILLES POSSÉDANT UNE SEULE FOLIOLE LATÉRO-BASALE (fig. 4).

Nous n'observons qu'un nuage de points, les coefficients de corrélations linéaires sont très hautement significatifs ($r = 0,95$ et $r = 0,94$) compte tenu du nombre des mesures; les droites de régressions sont pratiquement confondues ($y_1 = 0,80x - 0,29$ et $y_2 = 0,80x - 0,76$) (tabl. II, lignes 3 et 4). A distance égale du sommet de la feuille, les nervures B_1 auront donc, en général, la même longueur que les A_2 , bien qu'il y ait entre elles une différence d'ordre morphologique.

3^o CAS DES FEUILLES SIMPLES (fig. 5).

Ce diagramme est homologue au précédent (fig. 4 et tabl. II, lignes 5 et 6). Il faut toutefois noter, qu'en général, à distance égale du sommet,

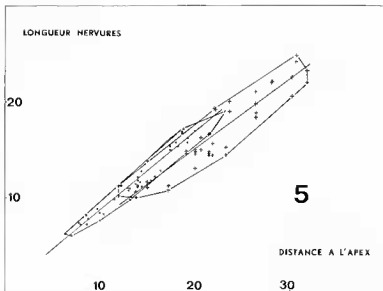


une nervure B_1 est légèrement plus courte qu'une nervure A_2 . Ce fait est à rapprocher des observations de DIARRA & CUSSET dans les feuilles simples de *Cissus antarctica*¹.

CONCLUSIONS

Il existe une régression linéaire entre la longueur des nervures latérales A_2 et la distance séparant leur insertion sur la nervure médiane A_1 du sommet de la feuille. Ce fait seul ne permet pas de conclure à une relation de cause à effet, mais les résultats obtenus par d'autres méthodes, microchirurgicales (NEVILLE, 1964; JEUNE, 1972), observations morphologiques (CUSSET, 1964, 1970), étude mathématique (JÉRÉMIE, 1973) notamment, prouvent l'existence d'une inhibition émanant du sommet de la feuille et agissant sur les nervures latérales. Cette inhibition, dans le cas du *Cissus rhombifolia*, est proportionnelle à la distance au sommet; cette action est comparable à celle décrite dans le *Cissus antarctica* (DIARRA & CUSSET, 1972) et l'*Apium inundatum* (SIMONDET, 1973). Nous constatons que cette régression linéaire est indépendante du degré d'hyperfoliarisation (palmure

1. Ces auteurs considèrent « cet accroissement de l'inhibition émanant de la région distale, non comme dû à une structure particulière de ces nervures, mais comme répondant à un renforcement de l'action du sommet de la feuille par une action, en direction basipète, propre aux nervures A_2 elles-mêmes. »



du limbe); en effet, elle est établie aussi bien pour les feuilles simples que pour les feuilles trifoliolées.

Donc, pour une longueur donnée de la nervure médiane A_1 , les nervures A_2 seront de longueur égale, que la feuille soit trifoliolée, à une foliole basale ou entière. Autrement dit, la forme de l'élément médian est identique dans tous les cas.

Par conséquent, s'il existe une éventuelle action acropète des éléments latéraux vers l'élément médian, celle-ci est identique pour les feuilles composées et pour les feuilles simples. Ainsi les corrélations entre éléments, dans le sens éléments latéraux vers l'élément médian seraient indépendantes du degré d'hyperfoliarisation.

Par contre, la longueur des nervures B_1 dépend nettement de cette hyperfoliarisation : dans le cas des feuilles trifoliolées, ces nervures sont plus longues que des nervures A_2 qui seraient situées à une même distance du sommet alors que dans les feuilles à une foliole basale ou simple, elles sont sensiblement de même longueur.

Ainsi, dans le cas des feuilles les plus hyperfoliarisées (feuilles simples) l'influence inhibitrice du sommet est telle que les nervures B_1 (morphologiquement d'ordre 1 comme la nervure médiane A_1) se comportent comme les nervures A_2 (nervures d'ordre 2 du territoire médian).

La structure morphologique, qui se traduit dans les corrélations intrafoliaires, pour les feuilles phyllotomisées, ne se manifeste plus à ce point de vue dans les feuilles simples. La morphogénèse de ces dernières, non seulement ne montre plus la lobation d'une ébauche primitivement simple, mais aussi aboutit à une intégration des territoires latéraux. Ces

feuilles, dont nous pensons qu'elles sont en réalité composées, se comportent donc entièrement comme des feuilles véritablement simples.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CUSSET, G. — A propos des nectaires extra-floraux. Thèse 3^e Cycle, 210 p., Paris (1964).
— Remarques sur des feuilles de dicotylédones, *Boissiera* **16** : 1-210 (1969 paru 1970).
- DIARRA, N. & CUSSET, G. — Sur les corrélations intralaminaires du *Cissus antarctica* Vent., *Adansonia*, ser. 2, **12** (4) : 531-538, 1972.
- DULIEU, H. & BUGNON, F. — Chimères chlorophylliennes mériclines et ontogénie foliaire chez le tabac (*Nicotiana tabacum* L.), *C. R. Acad. Sc., Paris*, ser. D, **263** : 1714-1717 (1966).
- DULIEU, H. — Emploi des chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire, *Bull. Sc. de Bourgogne* **25** : 1-60 (1968).
- FUCHS, C. — Observations sur l'extension en largeur du limbe foliaire du *Lupinus albus* L., *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, **263** : 1212-1215 (1966).
— Croissance de la feuille et acquisition de la forme chez le *Tropaeolum peregrinum* L., I. L'activité mitotique, *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, **274** : 3206-3209 (1972); II. La polarité mitotique, *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, **274** : 3375-3378 (1972); III. Le grandissement cellulaire, *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, **275** : 345-348 (1972).
- JÉRÉMIE, J. — Recherches sur la croissance foliaire du *Nicotiana tabacum* L. cvar. « cabot enation ». Thèse 3^e cycle, 150 p., ronéo, Paris (1973).
- JEUNE, B. — Observations et expérimentation sur les feuilles juvéniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **119** : 215-230 (1972).
- LAMOTTE, M. — Introduction à la biologie quantitative I vol., 369 p., Masson, Paris (1948).
- NEVILLE, P. — Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Gleditsia triacanthos* L. *Ann. Sc. Nat. Bot. Paris*, 12^e ser., **5** : 785-798 (1964).
- SIMONDET, J. C. — Sur les corrélations intralaminaires des feuilles d'*Apium inundatum* Rchb. *Le Botaniste*, ser. **56** : 177-185 (1973).